Untersuchungen über die Transpiration und den anatomischen Bau der Fiederblätter und Phyllodien einiger Acacia-Arten.

Von

Dr. **Heinrich Fuchsig.**

Mit 2 Figuren und 6 Tafeln im Text.

I. Einleitung.

Unter den Akazien finden sich Arten, deren Assimilationsorgane die Gestalt von doppelt gefiederten Blättern haben, und solche, bei denen die Blattspreiten reduziert sind und der Blattstiel als Phyllodium die Assimilation übernommen hat. Bei einigen Arten, so besonders bei *Acacia heterophylla* und *A. melanoxylon*, kommen sowohl Fiederblätter als auch Phyllodien an einem Individuum vor.

Es wurde bisher ganz allgemein angenommen, daß diese Umwandlung der Fiederblätter in Phyllodien eine Anpassung an das trockene Klima, eine Schutzeinrichtung gegen zu starke Transpiration bedeutet. Tatsächlich finden sich die meisten Phyllodien tragenden Akazien auf dem trockenen Sandboden Australiens und Südafrikas[1]). Auch geht bekanntlich aus der Entwicklungsgeschichte der Phyllodien tragenden Spezies hervor, daß die Fiederblätter die »ursprünglichere, phylogenetisch ältere Form der Vegetationsorgane« vorstellen und die Phyllodien später erworbene Organe sind[2]).

v. Kerner schreibt in seinem »Pflanzenleben« über die Ausbildung von Phyllodien im allgemeinen: »Neben der Reduktion der Blattfläche liegt die Bedeutung der Phyllodienbildung darin, daß diese blattähnlichen Sprosse mit ihrer Fläche nicht wagrecht, sondern lotrecht gerichtet und dadurch nicht so sehr den Sonnenstrahlen ausgesetzt sind wie ein Laubblatt. Die Arbeit in den grünen Zellen, welche sich unter dem Einflusse des Lichtes vollzieht, wird durch diese Richtung des blattartigen Gebildes nicht beeinträchtigt. Können die vertikal gestellten grünen Flächen zur wärmsten

1) A. Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Halle 1881.

2) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, S. 124. Jena 1898—1901.

Zeit des Tages von den Sonnenstrahlen auch weniger gut durchleuchtet werden, so wird das reichlich dadurch aufgewogen, daß deren Breitseiten dem Lichte der Morgen- und Abendsonne ausgesetzt sind. Dagegen ist zur Zeit des Sonnenauf- und Niederganges keine so starke Erwärmung und daher auch keine so starke Verdunstung zu befürchten wie dann, wenn die Sonne im Zenithe steht. Es wird durch die Vertikalstellung der grünen Flächen nur die Verdunstung, nicht aber auch die Durchleuchtung beschränkt und man hat daher diese Metamorphose mit Recht als Schutzmittel gegen eine zu weitgehende Verdunstung aufzufassen.« Diese Ansicht wird auch von zahlreichen anderen Forschern vertreten[1]).

Auch muß hier ein Versuch erwähnt werden, den GOEBEL[2]) mit *Acacia verticillata*, einer Phyllodien tragenden Art vorgenommen hat: Wurden junge Pflanzen, welche schon eine größere Anzahl von Phyllodien hervorgebracht hatten, durch Kultur im trockenen Raum geschwächt und dann in einen feuchten Raum übertragen, so traten Rückschlagsprosse mit Laubblättern auf.

Vergleichende Untersuchungen über die Transpirationsverhältnisse der Fiederblätter und Phyllodien bei den Akazien sind bisher noch nicht angestellt worden. Da sich aber aus derartigen Versuchen am ehesten Anhaltspunkte dafür ergeben mußten, ob die Ausbildung der Phyllodien tatsächlich eine verringerte Transpiration der Pflanze bedinge, habe ich solche Experimente in größerer Anzahl vorgenommen. Die erhaltenen Resultate sollen in der vorliegenden Untersuchung mitgeteilt werden. Auf Grund anatomischer Studien über die in Rede stehenden Organe wurde ferner versucht, die Beziehungen aufzudecken, welche zwischen der Größe der Transpiration und dem anatomischen Bau der Organe, besonders ihres Durchlüftungssystemes, bestehen.

II. Transpirationsversuche.

a) Methodik.

Die Versuche wurden teils im Garten, teils im Laboratorium ausgeführt. Bei einer Reihe von Versuchen wurde den transpirierenden Objekten Wasser zugeführt, bei einer anderen Reihe fand dies nicht statt.

Im ersteren Falle war die Versuchsanordnung folgende: In ein kleines mit Wasser fast bis zum Korke gefülltes Fläschchen wurde durch eine entsprechende Öffnung im Korke ein Fiederblatt bzw. ein Phyllodium so weit eingeführt, daß der Stiel 1—2 cm tief in das Wasser tauchte. Dann

1) Vgl. A. BURGERSTEIN, »Die Transpiration der Pflanzen«. Jena 1904; TSCHIRCH l. c.; F. G. KOHL, »Die Transpiration der Pflanzen«. Braunschweig 1886.

2) K. GOEBEL, »Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung«. Sitzungsber. d. math.-physikal. Klasse d. k. bayer. Akad. d. Wiss. Bd. XXVI, 1896, Heft 3.

wurden der Kork und besonders die Spalten zwischen diesem und dem Flaschenhals sorgfältig mit Gläserkitt (nach Selenka bezogen von Grübler) verschmiert und so jede Verdunstung außer durch die Pflanze verhindert. Die so hergerichteten Versuchsobjekte wurden nun, nachdem man sie eine Zeitlang stehen gelassen hatte, abgewogen und hierauf im diffusen oder Sonnenlicht transpirieren gelassen; nach bestimmter Zeit wurden sie abermals gewogen und, falls der Versuch nicht fortgesetzt wurde, das Frischgewicht des transpirierenden Objektes bestimmt; dann konnte die Transpirationsgröße für 1 Gramm des Frischgewichtes berechnet werden.

Die Versuche wurden, wie erwähnt, teils in Sonnenlicht, teils in diffusem Licht, erstere im Freien, letztere im Laboratorium, ausgeführt. Dabei wurde stets die Temperatur und der relative Feuchtigkeitsgehalt der Luft bestimmt und zwar erstere im Sonnenlicht mittels eines Solarthermometers (Schwarzkugelthermometer im Vakuum), im diffusen Licht mittels eines gewöhnlichen Thermometers, letzterer mit Hilfe eines Schleuderpsychrometers und der Psychrometertafeln für das hundertteilige Thermometer von Dr. C. Jellinek.

Diese Versuche ergaben für die Fiederblätter ein und derselben Akazie ziemlich verschiedene Werte, da die Fiederblätter die Fähigkeit, sich zu schließen, besitzen, wobei sie sich bis zur Berührung ihrer Oberseiten aufrichten.

Die verschiedene Stellung der Blättchen beeinflußt die Transpiration in hohem Maße; es wurden demnach auch drei Werte der Transpiration festgestellt: einer bei geöffneten, einer bei halb offenen und ein Wert bei geschlossenen Fiederblättchen.

Die teilweise oder vollständige Schließung der Fiederblätter kann aus verschiedenen Gründen erfolgen, vor allem infolge zu intensiver Beleuchtung, dann bei Steigerung der Lufttrockenheit, als Schlafbewegung über Nacht und bei mechanischen Reizungen der Fiederblätter.

Bei einer zweiten Gruppe von Versuchen fand keine Wasserzufuhr statt; es wurde ein Fiederblatt bzw. ein Phyllodium, nachdem man die Schnittfläche mit Kitt verschlossen hatte, eine bestimmte Zeitlang ohne Wasserzufuhr liegen gelassen, Anfangs- und Endgewicht bestimmt und dann wieder die Transpirationsgröße für ein Gramm berechnet. Auf Grund dieser »Trockenversuche« wurden auch Kurven hergestellt und zu diesem Zwecke durch 24 Stunden der Transpirationsverlust der Fiederblätter und Phyllodien von zwei zu zwei Stunden bestimmt. Um die Kurven vergleichen zu können, wurden die Transpirationsverluste für 1 g Frischgewicht berechnet und dann erst die »Einheits«-Kurven konstruiert, indem auf der Abscissenachse des Koordinatensystemes die Transpirationszeiten und als Ordinaten die Transpirationsverluste eines Grammes Frischgewicht in Zehntausendstel g aufgetragen wurden. Den Zeitangaben wurden

die jeweilige Höhe der Temperatur und der relative Feuchtigkeitsgehalt der Luft beigefügt.

b) Transpirationsversuche mit Wasserzufuhr.

Das Hauptgewicht wurde auf die Versuche mit denjenigen Akazienarten gelegt, die Fiederblätter und Phyllodien tragen, nämlich *Acacia heterophylla* Willd. und *A. melanoxylon* R. Br.

Mit *A. heterophylla* wurden 66 Versuche ausgeführt und zwar 33 mit Fiederblättern, 33 mit Phyllodien.

Das Frischgewicht eines Fiederblattes betrug durchschnittlich 0,253 g, das eines Phyllodiums 0,144 g.

Von den Versuchen wurden 24 im Sonnenlicht, davon 12 mit Fiederblättern und 12 mit Phyllodien vorgenommen; die in der früher geschilderten Weise in einem Fläschchen befestigten Fiederblätter bzw. Phyllodien verblieben durch 2—6 Stunden (von $9^h\,30'$ vormittags an) in direkter Sonnenbeleuchtung, wobei stets genau die Stellung der Fiederblättchen beobachtet wurde; nach je einer Stunde wurde der Transpirationsverlust und am Schlusse der Versuchsreihe das Frischgewicht der transpirierenden Objekte bestimmt, worauf dann die Transpirationsgröße für 1 Gramm berechnet werden konnte; dabei transpirierte bei einer Durchschnittstemperatur von 47° (Solarthermometer) und einer Durchschnittsfeuchtigkeit von 70%:

1 g eines offenen Fiederblattes durchschnittlich 0,512 g in 1 Stunde,
1 g eines halboffenen Fiederblattes durchschnittlich 0,340 g in 1 Stunde,
1 g eines geschlossenen Fiederblattes durchschnittlich 0,227 g in 1 Stunde,
1 g des Phyllodiums durchschnittlich 0,232 g in 1 Stunde.

Bei den 12 Versuchen mit Fiederblättern im Sonnenlicht, die ebenso wie die 12 Versuche mit den Phyllodien im Freien in den Sommermonaten ausgeführt wurden, blieben die Fiederblätter nur zweimal ganz offen, während sie sich bei den übrigen 10 Versuchen mehr oder weniger schlossen. Aus den drei Werten für die Fiederblätter ergibt sich ein durchschnittlicher Transpirationsverlust von 0,359 g pro 1 g Frischgewicht in 1 Stunde. Die Phyllodien transpirierten um mehr als die Hälfte weniger als die offenen Fiederblätter, um fast ein Drittel weniger als die halboffenen und fast gleichviel wie die geschlossenen Fiederblätter.

Die Durchschnittsgröße des absoluten Transpirationsverlustes betrug bei diesen 24 Versuchen im Sonnenlicht für ein Fiederblatt (mit dem Durchschnittsgewichte von 0,237 g) in einer Stunde 0,088 g, für ein Phyllodium (mit dem Durchschnittsgewichte von 0,199 g) in einer Stunde 0,067 g, bei letzterem also ungefähr um ein Viertel weniger.

Ähnliche Resultate ergaben die Transpirationsversuche im diffusen Licht. Unter 21 im Laboratorium ausgeführten Versuchen mit Fieder-

blättern waren diese nur 4mal vollständig offen, 11mal halb geöffnet, 6mal geschlossen. Die Durchschnittstemperatur war 20,5°, der Feuchtigkeitsgehalt der Luft durchschnittlich 57%. Das Durchschnittsgewicht der Fiederblätter betrug 0,261 g, das der Phyllodien 0,118 g; die absolute Gewichtsabnahme in einer Stunde war bei den Fiederblättern durchschnittlich 0,016, bei den Phyllodien 0,005 g.

Die durchschnittliche Transpiration betrug für 1 g Frischgewicht in 1 Stunde:

Bei dem offenen Fiederblatt . . . 0,127 g,
bei dem halbgeöffneten . . . . . 0,061 g,
bei dem geschlossenen Fiederblatt. 0,037 g,
bei dem Phyllodium . . . . . . 0,042 g.

Ein g des Phyllodiums transpirierte also ungefähr um zwei Drittel weniger als ein g eines offenen Fiederblattes, um ein Drittel weniger als ein g eines halbgeöffneten und etwas mehr als ein g eines geschlossenen Fiederblattes.

Über Nacht war die Transpiration eine bedeutend geringere als tagsüber; so transpirierten Fiederblätter von *Acacia heterophylla* mit dem Frischgewichte von 0,327 g in 7 Tagesstunden (von 9 Uhr vormittags bis 4 Uhr nachmittags) 0,190 g, pro 1 g demnach in 1 Stunde durchschnittlich 0,086 g, in den 16 Stunden von 5 Uhr nachmittags bis 9 Uhr vormittags 0,164 g also pro 1 g in einer Stunde durchschnittlich 0,031 g, während die Phyllodien keinen so großen Unterschied in der Transpiration bei Tag und Nacht aufwiesen; so transpirierten Phyllodien mit dem Frischgewichte von 0,913 g in den 7 Tagesstunden 0,262 g, demnach pro 1 g in 1 Stunde durchschnittlich 0,041 g, in der Zeit von 5 Uhr nachmittags bis 9 Uhr vormittags 0,438 g, also pro 1 g in 1 Stunde durchschnittlich 0,030 g. Die Temperatur betrug bei diesen Versuchen durchschnittlich tagsüber etwas mehr als 19° C., des Nachts etwas weniger als 19° C.

Ähnliche Resultate wie bei *Acacia heterophylla* ergaben sich auch bei den Versuchen mit *Acacia melanoxylon*. Jedoch zeigte diese Art im allgemeinen eine bedeutend geringere Transpiration. Sechs Versuche im Sonnenlicht (Durchschnittstemperatur 44°, Feuchtigkeitsgehalt 72%), bei denen die Fiederblätter zweimal offen, zweimal halb geöffnet und zweimal geschlossen waren, ergaben folgende Resultate: Der Mittelwert der absoluten Transpiration der Fiederblätter mit dem durchschnittlichen Frischgewichte von 0,233 g betrug in 1 Stunde 0,031 g; auf 1 g Frischgewicht berechnet transpirierten die Fiederblätter offen in 1 Stunde 0,250 g, halb offen 0,116 g, geschlossen 0,097 g und 1 g eines Phyllodiums 0,068 g; die absolute Gewichtsabnahme des Phyllodiums mit dem mittleren Frischgewichte von 0,188 g betrug in einer Stunde durchschnittlich 0,012 g.

Im diffusen Licht wurden 9 Versuche angestellt, wobei die Fieder-

blätter viermal offen, zweimal halb geöffnet und dreimal geschlossen waren. Die Durchschnittstemperatur betrug 20,8°, der Feuchtigkeitsgehalt der Luft 73%. Die absolute Abnahme eines Fiederblattes mit dem Frischgewichte von durchschnittlich 0,230 g betrug in 1 Stunde 0,006 g, die eines Phyllodiums mit dem Frischgewichte von 0,171 g in einer Stunde 0,002 g; die durchschnittliche Gewichtsabnahme für 1 g eines Phyllodiums betrug in einer Stunde für 1 g eines offenen Fiederblattes 0,065 g, eines halbgeöffneten 0,025, eines geschlossenen 0,017 g.

Der Umstand, daß *Acacia melanoxylon* bedeutend weniger transpirierte als *Acacia heterophylla* ist wohl teilweise auf den größeren Feuchtigkeitsgehalt der Luft während der Versuche mit *Acacia melanoxylon* zurückzuführen.

Alle diese Versuche mit den Fiederblätter und Phyllodien tragenden Akazien ergaben also:

1. Daß die Phyllodien bedeutend weniger transpirieren als die geöffneten und halboffenen und ungefähr gleichviel wie die geschlossenen Fiederblätter.

2. daß die Phyllodien eine viel gleichmäßigere Transpiration aufweisen; es finden keine so bedeutenden Schwankungen in den Transpirationsgrößen wie bei den Fiederblättern statt.

Folgende Tabelle soll eine Übersicht über die eben geschilderten Versuche bieten; die Zahlen geben die Transpirationsgrößen pro 1 g Frischgewicht in 1 Stunde an, T = Temperatur in Celsiusgraden, F = relative Feuchtigkeit.

Licht	*Acacia heterophylla*						*Acacia melanoxylon*					
	Fiederblatt			Phyllodium	T.	F.	Fiederblatt			Phyllodium	T.	F.
	offen	1/2 offen	geschl.				offen	1/2 offen	geschl.			
diffus	0,127	0,061	0,037	0,042	20,5°	57%	0,065	0,025	0,017	0,029	20,8°	73%
Sonne	0,512	0,340	0,227	0,232	47,0°	70%	0,250	0,116	0,097	0,068	44,0°	72%

Außer mit *Acacia heterophylla* und *Acacia melanoxylon* wurden noch mit mehreren anderen teils nur Fiederblätter teils nur Phyllodien tragenden Akazien Transpirationsversuche mit Wasserzufuhr vorgenommen. Die nachstehende Tabelle enthält die bei 124 Wägungen gefundenen Durchschnittswerte der Transpirationsgrößen derjenigen Akazien, die mir zu Verfügung standen; auch die Höhe der Temperatur (T) und des jeweiligen relativen Feuchtigkeitsgehaltes (F) der Luft ist als Durchschnittswert angegeben. Die Fiederblätter ergaben auch hier drei Werte, je nachdem sie offen (o), halbgeöffnet (1/2 o) oder geschlossen (g) waren; bei *Acacia Browniana* nur einen Wert, da deren Fiederblätter die Fähigkeit sich zu schließen nicht besitzen.

Die in der Tabelle angegebenen Werte beziehen sich alle auf 1 g Frischgewicht und 1 Stunde. In der Sonne transpirierten Phyllodien und die offenen Fiederblätter meist 2—5 mal stärker als im diffusen Licht.

Eine auffallende Ausnahme machen die Fiederblätter von *Acacia farnesicina*, die offen in der Sonne etwas weniger transpirierten als im diffusen Licht.

Akazien mit Phyllodien:

Art	Diffuses Licht			Sonnenlicht		
	Transpiration in 1 St. pro 1 g Frischgewicht	T.	F.	Transpiration in 1 St. pro 1 g Frischgewicht	T.	F.
Acacia decipiens R. Br. . .	0,0182	20,0°	58%	0,0530	52°	50%
A. verticillata Willd.	0,0278	20,0°	58%	0,2221	50°	55%
A. dealbata Link.	0,0346	23,0°	68%	0,1070	57°	60%
A. longifolia Willd.	0,0276	23,0°	69%	0,0622	52°	55%
A. oxycedrus Sieb.	0,0590	21,0°	59%	0,2560	58°	52%
A. viscosa Schrad.	0,0510	21,5°	59%	0,1332	50°	60%
A. pycnantha Benth.	0,0142	22,5°	62%	0,0513	53°	57%
A. rotundifolia	0,0441	22,0°	70%	0,1570	51°	60%
A. saligna Wendl.	0,0371	22,0°	69%	0,0725	51°	60%

Akazien mit Fiederblättern:

Art	Diffuses Licht				Sonnenlicht			
	Transpiration in 1 St. pro 1 g Frischgewicht		T.	F.	Transpiration in 1 St. pro 1 g Frischgewicht		T.	F.
	o.	0,316			o.	0,402		
Acacia arabica Willd. . .	1/2 o.	0,242	22°	69%	1/2 o.	0,300	60°	60%
	g.	0,101			g.	0,213		
	o.	0,0608			o.	0,3205		
A. Browniana Wendl. . .	1/2 o.	—	22°	68%	1/2 o.	—	58°	72%
	g.	—			g.	—		
	o.	0,0421			o.	0,1192		
A. Lindheimeri	1/2 o.	—	23°	67%	1/2 o.	—	56°	60%
	g.	0,0395			g.	0,0539		
	o.	0,1945			o.	0,3657		
A. lophanta Willd.	1/2 o.	0,0460	24°	70%	1/2 o.	0,1070	58°	67%
	g.	0,0270			g.	—		
	o.	0,0773			o.	0,2037		
A. Whanii F. Muell. . . .	1/2 o.	0,0638	22°	69%	1/2 o.	0,1035	51°	55%
	g.	0,0390			g.	0,0720		
	o.	0,0940			o.	0,0770		
A. farnesicina Willd.. . .	1/2 o.	0,0490	21,5°	60%	1/2 o.	0,0660	51°	60%
	g.	0,0220			g.	0,0430		

Ein Vergleich der Transpirationsgrößen der Phyllodien tragenden mit den Fiederblatt tragenden Akazien zeigt, daß erstere im diffusen Licht schwächer transpirieren, sobald wir die offenen Fiederblätter zum Vergleich heranziehen. Nur *Acacia Lindheimeri* macht hier eine Ausnahme, indem das offene Fiederblatt weniger transpiriert als manche Phyllodien. In der Sonne ist der Unterschied nicht so auffallend, denn einige Phyllodien transpirieren hier ziemlich stark (*A. verticillata*, *A. oxycedrus*, *A. rotundifolia*), einige offene Fiederblätter dagegen verhältnismäßig schwach (*A. Lindheimeri* und besonders *A. farnesicina*). Ich vermute, daß die Ursache darin zu suchen ist, daß bei der starken Erwärmung der Fiederblätter und Phyllodien bei einigen Arten Verschluß der Spaltöffnungen eintritt. Diese Blätter müssen dann natürlich wesentlich schwächer transpirieren als solche, bei denen die Spaltöffnungen offen bleiben.

c) Transpirationsversuche ohne Wasserzufuhr.

Bei diesen Versuchen ließ ich zunächst die in der früher angegebenen Weise mit verklebter Schnittfläche versehenen Versuchsobjekte nach erfolgter Wägung eine Stunde lang transpirieren und bestimmte dann die Gewichtsabnahme; dann wurden die Blätter bzw. Phyllodien durch 48 Stunden liegen gelassen und schließlich wieder der Transpirationsverlust bestimmt.

Der Zweck dieser Versuche war folgender: Stellt man den transpirierenden Blättern Wasser zur Verfügung, so erfährt man nur, welches der Transpirationsunterschied zwischen Fiederblättern und Phyllodien unter günstigen Bedingungen ist. Man erhält aber keinen Aufschluß darüber, inwiefern die Phyllodien imstande sind, unter ungünstigen Bedingungen, nämlich bei starker Trockenheit des Bodens und hoher Temperatur, der Pflanze einen größeren Schutz zu gewähren als die Fiederblätter. Darüber können nur Versuche ohne Wasserzufuhr Klarheit bringen, aus denen hervorgehen muß, ob die Phyllodien auch dann weniger transpirieren und dadurch dem Welken länger Widerstand leisten als die Fiederblätter. Während bei den Experimenten mit Wasserzufuhr außer der kutikularen besonders auch die stomatäre Transpiration zur Geltung kommt, ist bei den Trockenversuchen fast ausschließlich erstere von Bedeutung, da an den abgeschnittenen Blättern sehr bald ein gänzlicher Verschluß der Spaltöffnungen eintreten dürfte. Ein solcher wird aber auch dann stattfinden, wenn die Pflanzen an ihren natürlichen Standorten Dürreperioden zu überstehen haben [1]).

Mit *Acacia heterophylla* wurden 16 derartige Versuche ausgeführt. Dabei ergab das Fiederblatt mit dem durchschnittlichen Frischgewicht von

1) Vgl. Guttenberg, H. v., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. Englers Botanische Jahrbücher, Bd. XXXVIII. 1907. S. 417.

0,236 g nach einstündiger Versuchsdauer eine absolute Gewichtsabnahme von 0,002 g; somit kommt auf 1 g Frischgewicht in einer Stunde eine Abnahme von 0,0084 g; die Phyllodien mit dem Durchschnittsgewichte von 0,214 g zeigten nach einer Stunde einen Transpirationsverlust von 0,001 g, pro 1 g demnach 0,0043 g, das ist fast genau die Hälfte der Gewichtsabnahme der Fiederblätter.

Nach 48 Stunden hatten die Fiederblätter mehr als ein Drittel, die Phyllodien etwa ein Fünftel ihres Gewichtes verloren: Die Fiederblätter mit dem mittleren Frischgewichte von 0,264 g verloren durchschnittlich 0,089 g, die Phyllodien mit dem mittleren Frischgewichte von 0,186 g wurden durchschnittlich um 0,041 g leichter; das Phyllodium hatte also ungefähr einen halb so großen Transpirationsverlust erlitten wie das Fiederblatt.

Die Versuche mit *Acacia melanoxylon* ergaben sehr übereinstimmende Resultate, indem bei allen 12 Versuchen die Fiederblätter in 48 Stunden fast genau ein Drittel, die Phyllodien etwa ein Fünftel ihres Frischgewichtes verloren. Folgende Tabelle zeigt die Abnahme in 48 Stunden, in einer Stunde und auf 1 g reduziert.

Versuchsobjekt	Frischgewicht (Durchschnitt)	Absolute Abnahme in 48 St.	Absolute Abnahme in 1 St.	Abnahme pro 1 g in 1 St.
Fiederblatt	0,304 g	0,098 g	0,0020 g	0,0065 g
Phyllodium	0,308 g	0,062 g	0,0015 g	0,0048 g

Behufs Aufstellung von Transpirationskurven wurden noch weitere derartige Versuche angestellt und zwar wurden durch 24 Stunden von zwei zu zwei Stunden die Transpirationsverluste bestimmt und dann auf 1 g Frischgewicht umgerechnet. In der früher angegebenen Weise wurden dann die »Einheitskurven« konstruiert. Um zu sehen, inwieweit die Temperaturschwankungen während des Versuches den Verlauf der Kurven beeinflussen, wurden die Versuche ein zweitesmal zu einer anderen Tageszeit begonnen. Die Transpiration nahm dabei im wesentlichen denselben Verlauf wie beim ersten Versuch.

Der erste Versuch, zugleich mit *Acacia heterophylla* und *A. melanoxylon* unternommen, wurde um 10 Uhr vormittags bei einer Temperatur von 19,4° und 40 % Feuchtigkeitsgehalt der Luft im geheizten Laboratorium begonnen und bis 10 Uhr vormittags des nächsten Tages fortgesetzt. Die Temperatur sank nachts auf 17,5° und erreichte um 6 Uhr früh ein Maximum von 16,5°; zwischen 6 und 7 Uhr früh setzte wieder die Heizung ein und es stieg daher die Temperatur bis 10 Uhr auf 18,9°. Diese Temperaturschwankungen machten sich auch in der Transpirationskurve einigermaßen geltend; die Feuchtigkeit schwankte innerhalb ziemlich enger Grenzen, nämlich zwischen 40 und 49 %.

Die Transpirationskurven von *Acacia heterophylla* (Taf. I. 1) zeigen

daß die Fiederblätter ungefähr doppelt so stark transpirierten wie die Phyllodien, welches Verhältnis während des ganzen Versuches bestehen blieb. Nach 8 Stunden erreichten Fiederblatt und Phyllodium das Maximum der Transpiration, worauf beim Phyllodium ein rascheres, beim Fiederblatt ein langsameres Sinken der Transpirationsgrößen, von mehreren Schwankungen begleitet, stattfand. Die Schwankungen waren beim Fiederblatt größer, da dieses für Temperaturschwankungen besonders bei trockener Luft viel empfindlicher ist als das Phyllodium.

Die Phyllodien, besonders aber die Fiederblätter von *Acacia melanoxylon* (Taf. I. 2) zeigten im Vergleich zu *A. heterophylla* eine bedeutend geringere Transpiration. Die Kurve der Phyllodien ließ bei dieser Art keinen so parallelen Verlauf mit der der Fiederblätter erkennen wie bei *A. heterophylla*. Es erreichten die Fiederblätter bereits nach 6 Stunden, die Phyllodien erst nach 8 Stunden ihr Transpirationsmaximum. Da die Fiederblattkurve hierauf rasch abfiel, während die Phyllodiumkurve noch anstieg, kam es zu einer Kreuzung der beiden Kurven. Im späteren Verlaufe änderte sich die Transpirationsgröße der Fiederblätter nicht mehr bedeutend, während die der Phyllodien weiter abnahm, so daß abermals eine Kreuzung der beiden Kurven erfolgte. Schließlich verliefen letztere ungefähr parallel.

Der zweite Versuch begann um 7 Uhr früh (22. Juli 1909) bei einer Temperatur von 16° und einem Feuchtigkeitsgehalt der Luft von 52%; die Temperatur stieg bis 11 Uhr auf 20,5°, sank dann bis 5 Uhr nachmittags auf 17°, während die Feuchtigkeit ungefähr gleich blieb; aus dem höheren Feuchtigkeitsgehalt der Luft beim zweiten Versuche dürfte auch die im Vergleich mit dem ersten Versuche geringere Transpiration von Fiederblättern und Phyllodien zu erklären sein.

Die Transpirationskurven (Taf. II, 1 u. 2) steigen anfangs an, erreichen bei *Acacia heterophylla* das Maximum nach 6, bei *A. melanoxylon* nach 4 Stunden; dann nahm die Transpiration allmählich ab. Auch bei diesem zweiten Versuche zeigte sich eine geringere Transpiration bei *A. melanoxylon* als bei *A. heterophylla*, doch transpirierte jetzt das Fiederblatt von *A. melanoxylon* wesentlich stärker als das Phyllodium.

Ein Vergleich dieser nach dem zweiten Versuche erhaltenen mit den nach dem ersten Versuche konstruierten Kurven zeigt, daß zwar bei letzterem die Kurven ihr Maximum zu einer Zeit erreichten, da auch die Temperatur das Maximum aufwies, beim zweiten Versuche aber das Transpirationsmaximum erst zu einer Zeit eintrat, als die Temperatur ihren Höhepunkt schon überschritten hatte und wesentlich gesunken war. Dabei war beim ersten Versuch die Zunahme der Temperatur von der dem Maximum vorangegangenen Messung (19,1°) bis zum Maximum (19,3°) keine bedeutende (0,2°), obwohl die Kurve in dieser Zeit eine starke Steigung aufwies, während beim zweiten Versuch die Abnahme der Temperatur vom

Maximum (20,5°) bis zur folgenden Messung (18,3°) eine ziemlich bedeutende (2,2°) war; dennoch stieg auch bei diesem Versuche die Kurve weiter an, nur beim Fiederblatte von *Acacia melanoxylon* trat ein Nachlassen der Transpiration ein.

Der Vergleich der beiden Versuche ergibt also, daß die Transpirationskurven vom Maximum an eine deutliche Beeinflussung durch die Temperatur erkennen lassen, indem im allgemeinen einer Temperaturerhöhung auch ein Ansteigen der Kurve, einer Temperatursenkung ein Fallen der Kurve entspricht; der ansteigende Ast jedoch sowie das Maximum selbst ist von der Temperatur relativ unabhängig, indem auch bei Sinken der Temperatur die Kurve bis zu einem Maximum ansteigt.

Von besonderem Interesse wäre es, wenn man die Versuche in einem Raume mit gleichbleibender Temperatur und Feuchtigkeit vornehmen könnte; da ich aber derartige konstante Außenbedingungen nicht herstellen konnte, suchte ich wenigstens dadurch, daß ich die Versuche zu verschiedenen Zeiten und bei verschiedenen Temperaturen ausführte, zu ermitteln, inwieweit die Kurven von der Temperatur abhängig sind.

Nachdem Fiederblätter und Phyllodien durch 24 Stunden transpiriert hatten, wurde der Teil des Stieles, der mit Wachs verklebt war, entfernt, indem eine neue Schnittfläche geschaffen wurde, und das Objekt in ein mit Wasser gefülltes Fläschchen gesteckt und in einen feuchten Raum gebracht; da zeigte es sich, daß die Phyllodien sich ziemlich rasch, die Fiederblätter aber, von denen einzelne Blättchen schon so welk waren, daß sie abfielen, sich nur langsam oder gar nicht mehr erholten; diejenigen, die sich erholten, hatten die Fähigkeit sich zu schließen verloren.

Wenn aber die Fiederblätter die Fähigkeit des Sichschließens verlieren, sind sie schutzlos dem Verwelken preisgegeben, sobald ungünstige Transpirationsverhältnisse eintreten.

Die Vorteile der Phyllodienbildung sind demnach ziemlich bedeutende. Die Transpiration ist im Vergleich zu den Fiederblättern nicht nur wesentlich geringer, sondern sie ist auch viel gleichmäßiger; denn es fehlen die großen Unterschiede in der Transpiration wie sie bei den Fiederblättern durch deren Schließung beziehungsweise Öffnung verursacht werden. Durch ihre derbere Konsistenz sind die Phyllodien imstande länger als die Fiederblätter Trockenperioden zu ertragen und zu überdauern, ohne dabei Schaden zu leiden; nach erneuter Wasserzufuhr erholen sich die Phyllodien viel rascher als diejenigen Fiederblätter, welche die Trockenzeit überlebt haben.

Außerdem bieten die Phyllodien bei großer Trockenheit die Möglichkeit einer ausgiebigen Assimilation, während diese bei den Fiederblättern sehr abnimmt, sobald sie sich infolge starker Transpiration schließen. Bei den Fiederblättern liegt nämlich das Assimilationssystem hauptsächlich auf

den Oberseiten der Blättchen, welche sich beim Schließen des Blattes aneinanderlegen und derart dem Lichte entzogen werden.

Auch mit anderen Akazienarten, die nur Fiederblätter oder nur Phyllodien tragen, wurden »Trockenversuche« ausgeführt, die bei der großen Verschiedenheit in der Gestalt und im Bau der Phyllodien und Fiederblätter recht verschiedene Werte der Transpirationsgrößen ergaben; die Fiederblätter tragenden transpirierten jedoch durchschnittlich bedeutend stärker als die Phyllodien besitzenden und verwelkten auch viel rascher als diese. Wurden die Phyllodien nach 24 stündiger Versuchsdauer mit frischer Schnittfläche in Wasser gebracht, so erholten sie sich wieder (mit Ausnahme einiger Phyllodien von *Acacia longifolia* und *A. dealbata*); dagegen blieben fast alle Fiederblätter dauernd welk, nur die Blätter von *A. Browniana* erholten sich teilweise.

Von einzelnen Akazienarten wurden auch Transpirationskurven konstruiert (Taf. II, 3 u. 4, Taf. III, Taf. IV).

Acacia dealbata (Taf. III, 1), die wie *A. longifolia* im Vergleich zu den übrigen Phyllodien tragenden Akazien zarte Phyllodien besitzt, zeigte nach 6 stündiger Versuchsdauer ein ungemein hohes Transpirationsmaximum, wodurch das rasche Welken der Phyllodien erklärt wird; die Kurve sinkt dann innerhalb der nächsten 2 Stunden sehr stark, während sie von da an unter mehreren Schwankungen allmählich abnimmt.

Acacia oxycedrus (Taf. III, 2), die nadelförmige Phyllodien besitzt, zeigte ein langsames Ansteigen der Kurve, nach 6 Stunden Erlangung des Maximums und von da an langsames Sinken der Kurve. Ähnlich, jedoch mit geringeren Werten verlief die Transpirationskurve bei *A. decipiens* (Taf. III, 3). Während die beiden letzteren Arten nach 24 stündiger Versuchsdauer sich im feuchten Raume bald erholten, blieben einzelne Phyllodien von *A. dealbata* welk.

Von den Fiederblätter tragenden Arten wurden Transpirationskurven für *Acacia Whanii* (Taf. IV, 1) und *Browniana* (Taf. IV, 2) entworfen. Erstere Art welkte rasch, und in Übereinstimmung damit zeigte auch die Kurve ein rasches Aufsteigen und ebenso rasches Sinken; letztere Art welkte innerhalb der 24 stündigen Versuchsdauer fast gar nicht, die Transpiration war bei ihr bedeutend geringer.

Die Versuche mit *Acacia Browniana* (Kurve Taf. IV, 2), *A. heterophylla* (Taf. I, 1) und *A. melanoxylon* (Taf. I, 2) wurden gleichzeitig vorgenommen; die übrigen Versuche mit *A. dealbata* (Kurve Taf. III, 1), *A. oxycedrus* (Taf. III, 2), *A. decipiens* (Taf. III, 3) und *A. Whanii* (Taf. IV, 1) wurden um 1 Stunde später begonnen. Es kann daher für beide Versuchsreihen die Temperatur und Feuchtigkeit während der ganzen Versuchszeit von Stunde zu Stunde aus den Tabellen entnommen werden.

Bei allen diesen Arten zeigte sich ebenso wie bei *A. heterophylla* und *A. melanoxylon*, daß der ansteigende Ast der Transpirationskurve von der

Temperatur unabhängig ist; bei *A. dealbata* und *A. oxycedrus* stieg die Kurve und erreichte nach 6 Stunden ihr Maximum. Während dieser Zeit stieg die Temperatur von 19,2° auf 19,6° (in der Zeit von 11 bis 1 Uhr) und fiel dann von 1—3 Uhr auf 18,2°; trotzdem erfolgte eine Zunahme der Transpiration. Allerdings stieg dann die Temperatur bis 5 Uhr wieder auf 19°, erreichte aber ihr Maximum erst nach einer Stunde (um 6 Uhr 19,3°), während die Kurve bereits um 5 Uhr ihren Höhepunkt überschritten hatte und von da an sank. Bei *Acacia decipiens* erreichte die Kurve schon nach 4 Stunden (um 3 Uhr) ihr Maximum, zu einer Zeit, da gerade die Temperatur (von 19,6° auf 18,2°) gefallen war.

Der absteigende Ast der Kurve zeigt bald mehr bald weniger Beeinflussung durch die Temperatur.

Mit *Acacia oxycedrus* und *A. Whanii* wurden die Versuche nochmals mit dem Beginn zu einer anderen Zeit (um 7 Uhr früh) vorgenommen (zur selben Zeit wie die zweiten Versuche mit *A. heterophylla* und *A. melanoxylon*). Bei *A. oxycedrus* (Taf. II, 3), die wie bei den ersten Versuchen eine geringe Transpiration aufwies, fiel nunmehr Temperatur- und Transpirationsmaximum zusammen; bei *A. Whanii* dagegen stieg die Kurve (Taf. II, 4) noch an, als die Temperatur von 20,5° auf 18,3° sank.

III. Vergleichend-anatomische Untersuchungen.

a) Allgemeiner Teil.

Nach den Resultaten der Transpirationsversuche wäre man geneigt, im Bau des Durchlüftungssystemes der Fiederblätter und der Phyllodien ziemlich bedeutende Verschiedenheiten zu erwarten. Betrachtet man jedoch den Bau der Spaltöffnungen des Fiederblattes und des Phyllodiums von *Acacia heterophylla* oder *melanoxylon*, so erscheint der Spaltöffnungsapparat der Phyllodien wider Erwarten nicht besser geschützt als der des Fiederblattes. Es muß aber daran erinnert werden, daß nicht nur durch die Spaltöffnungen (stomatäre), sondern auch durch die Epidermisaußenwände (kutikulare) Transpiration stattfindet, und da sind nun, nicht nur was die Gesamtdicke der Außenwand anlangt, sondern vor allem auch bezüglich der Mächtigkeit der kutinisierten Schichten, bedeutende Unterschiede an beiderlei Assimilationsorganen vorhanden.

In den meisten Spaltöffnungen findet sich um das Lumen der Schließzellen am Querschnitt ein eigenartiger Membranring vor, welcher sich von dem aus Zellulose bestehenden Teil der Schließzellen deutlich abhebt; streng genommen handelt es sich nicht um einen Ring, da eine kleine Partie der Rückenwand aus reiner Zellulose besteht (Taf. V, Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. VI, 11—15), — nur bei *Acacia pycnantha* ist er vollständig (Taf. VI, Fig 16) — doch soll im folgenden der Einfachheit halber stets der Ausdruck »Membranring« gebraucht werden.

Die Reaktionen zur Feststellung der Beschaffenheit dieses Ringes ergaben folgende Resultate: Mit Chlorzinkjod trat Braunfärbung ein, er besteht also nicht aus Zellulose; bei Ausführung der Reaktion mit Phlorogluzin und Salzsäure erfolgte bei den meisten Spaltöffnungen ein starkes Verquellen des Ringes; bei einigen wenigen zeigte sich vorher eine schwache Rötung, besonders im oberen (äußeren) Teil des Ringes. Mit konzentrierter Schwefelsäure behandelt trat rasch vollständiges Verquellen desselben ein. Mit schwefelsaurem Anilin stellte sich keine Gelbfärbung ein. Die Reaktion auf Kutin mittels Sudan (III.) -Lösung ergab, daß der Ring keine Spur von Kutin enthält, da er, während die kutinisierten Schichten der Epidermis und der Schließzellen sich sehr deutlich rötlichbraun färbten, absolut farblos blieb.

Mit Eosin und Methylenblau trat eine leichte Färbung des Ringes ein; dabei zeigte sich auch hier wie bei der Phlorogluzinreaktion, daß der obere (äußere) Teil des Ringes sich etwas stärker färbte als der untere (innere) Teil.

Nach den angeführten Reaktionen kann man diesen Ring am ehesten als schwach verholzt bezeichnen, wenn auch die Reaktionen nicht typisch verlaufen, keinesfalls aber als kutinisiert, wie Porsch[1]) für die Spaltöffnung von *Acacia heterophylla* angibt. Ähnliche Bildungen von verholzten Membranringen um das Lumen der Schließzellen sind von Guttenberg[2]) bei *Quercus*-Arten beobachtet worden.

Es sollen nun zunächst die Spaltöffnungen der sowohl Fiederblätter als auch Phyllodien tragenden Akazien besprochen werden, da diese für den Vergleich des anatomischen Baues am wichtigsten sind; dann soll die Beschreibung einiger der nur Fiederblätter oder nur Phyllodien tragenden Spezies folgen.

b) Spezieller Teil.

1. Acacia heterophylla Willd.

a) Phyllodium (Querschnitt: Fig. 1, Spaltöffnung: Taf. V, Fig. 1). Die Schließzellen sind höher als die angrenzenden Epidermiszellen und nicht eingesenkt. Ihre Höhe beträgt 12—17 μ, die Breite 14—18 μ. Die mächtigen Kutikularschichten der Außenwand bilden starke äußere Hörnchen und setzen sich dann längs der Bauchwand der Schließzellen als ein schmaler Saum bis zum Ansatz der die innere Atemhöhle umgrenzenden Zellen fort.

Um das am medianen Querschnitt schmallängliche, gegen die Zentralspalte spitz zulaufende Lumen der Schließzellen ist der eigenartige, oben erwähnte Ring ausgebildet, der nur an der Rückenwand unterbrochen ist,

1) Otto Porsch, »Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie«. Jena 1905.

2) Hermann v. Guttenberg, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. Englers Jahrbücher, XXXVIII Bd., 4. u. 5. Heft. 1907.

wo das Lumen von Zellulose begrenzt wird; die übrigen Wandpartien bestehen gleichfalls aus Zellulose. Es sind äußere und innere Hautgelenke vorhanden und zwar sind erstere nicht so gut ausgebildet wie die letzteren.

Was die Verteilung der Spaltöffnungen auf der Oberfläche anlangt, so sind diese ziemlich unregelmäßig angeordnet, indem sie an einzelnen Stellen zahlreich (bis 400 auf 1 mm²), an anderen Stellen spärlich auftreten; durch-

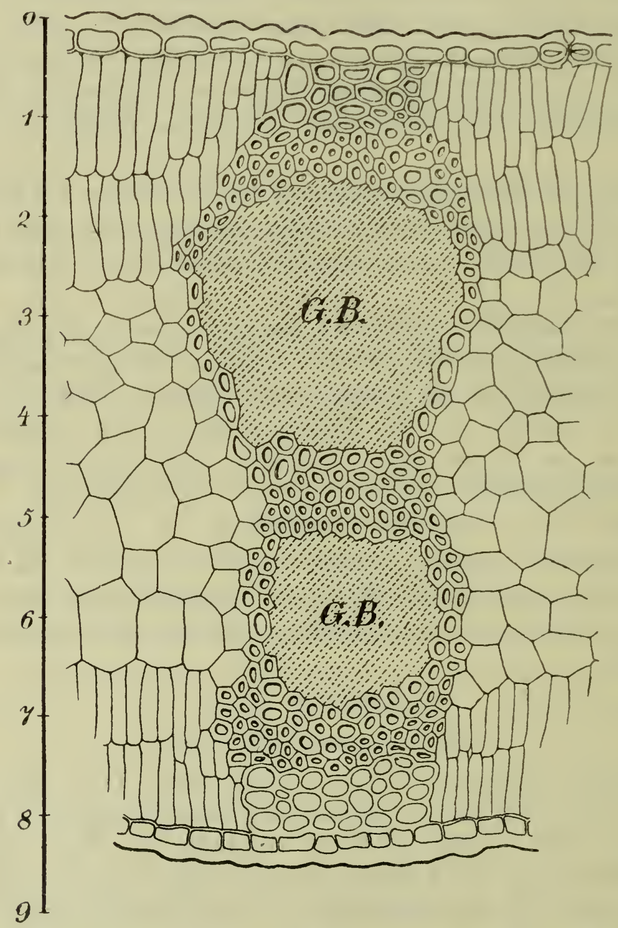


Fig. 1. Querschnitt durch das Phyllodium von *Acacia heterophylla*.
G. B. = Gefäßbündel.

schnittlich kommen auf 1 mm² 243 Spaltöffnungen vor uud zwar auf beiden Seiten des Phyllodiums in ziemlich gleicher Weise. Die mäßige Behaarung des Phyllodiums dürfte bei der Transpiration verzögernd wirken.

b) Fiederblatt (Querschnitt: Fig. 2, Spaltöffnung: Taf. V, Fig. 2). Hier sind die Spaltöffnungen viel kleiner (Höhe: 9,6—11 μ, Breite: 14—16 μ), aber im Bau im wesentlichen denen des Phyllodiums gleich; auch der

Ring um das Lumen ist hier vorhanden, meist scharf gegen den Zelluloseteil abgegrenzt. Der Vorhof ist klein und schmal, der Hinterhof etwas breiter. Auffallend ist, daß die Spaltöffnungen hier im Gegensatz zu denen der Phyllodien etwas eingesenkt sind, auf der Blattunterseite meist ein wenig tiefer als auf der Blattoberseite. Weiters fallen sofort die im Vergleiche zum Phyllodium dünnen Außenwände der Epidermiszellen und ihre viel schwächeren Kutikularschichten auf. Die deutlichere Ausbildung der Hautgelenke weist auf leichte Beweglichkeit der Schließzellen hin.

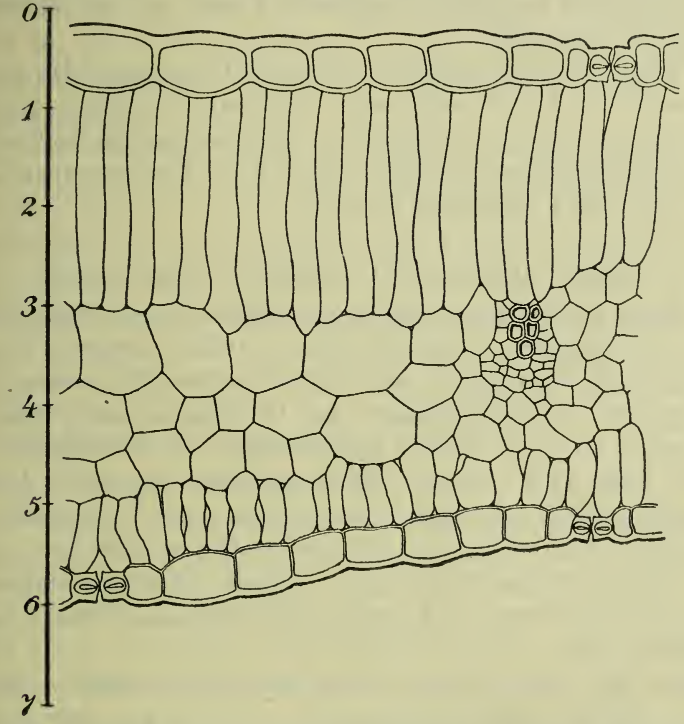


Fig. 2. Querschnitt durch ein Fiederblättchen von *Acacia heterophylla.*

Die Anzahl der Spaltöffnungen auf der Flächeneinheit ist durchschnittlich eine etwas größere als am Phyllodium und zwar auf der Blattunterseite 290 auf 1 mm², auf der Blattoberseite 260; die Verteilung ist eine ziemlich regelmäßige. Haare sind nur in geringer Anzahl meist am Blattrande vorhanden.

Der ganze Querschnitt durch ein Fiederblättchen (144 μ, Fig. 2) ist um ein Drittel niedriger als der durch ein Phyllodium (216 μ, Fig. 1).

Porsch[1]) beschreibt in seinem Buche auch die Spaltöffnungen von *Acacia heterophylla* und gibt dann auf Tafel III Abbildungen von solchen der Fiederblätter und der Phyllodien; bei ersteren fand er den oben be-

1) Porsch, »Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie« Seite 112.

schriebenen Ring nicht, während ich ihn überall antraf; bei den Phyllodien hat Porsch die Ausbildung eines eigenartigen „Kutinpanzers" beschrieben mit der Angabe, es erstrecke sich die Kutinisierung beinahe über die ganze Außenwand und lasse in dieser bloß eine schmale mittlere Partie frei, welche im medianen Querschnitt die Form einer gegen die Spalte zu gekrümmten und spitz zulaufenden Ellipse zeigt; sie setze sich überdies von hier in die ziemlich dicke Rückenwand fort, deren obere und äußere Hälfte sie einnehme; unterhalb des dreieckigen Zellumens trete sie wieder in Form einer im Querschnitt halbelliptisch geformten Lamelle auf und überziehe die Innenwand der Nebenzelle.

Wie ich schon früher ausführte, ist die mit Chlorzinkjod sich allerdings braunfärbende das Lumen umgebende Wandpartie keinesfalls kutinisiert, sondern eher als verholzt zu betrachten. Überdies fand ich durchwegs die von mir beschriebene und abgebildete Form dieser Membranpartie und niemals die von Porsch angegebene Struktur.

2. **Acacia melanoxylon** R. Br. (Taf. V, Fig. 3 u. 4).

Bei dieser Art findet sich fast genau derselbe Bau der Spaltöffnungen wie bei *A. heterophylla*, nur sind die äußeren Kutikularleisten an der Spaltöffnung des Phyllodiums (Fig. 3) und des Fiederblattes (Fig. 4) etwas stärker. Die Dimensionen der Spaltöffnungen des Phyllodiums sind: Höhe 12—16,8 μ, Breite 14—17 μ; die der Spaltöffnungen des Fiederblattes: Höhe 10—12 μ, Breite 14,4—16,8 μ. Ein Unterschied gegenüber *A. heterophylla* ergibt sich aus der Anzahl der Stomata: Am Phyllodium treten durchschnittlich 290 auf 1 mm^2 auf, am Fiederblatt nur 180, auf der Oberseite etwas weniger als auf der Unterseite. Das Blatt besitzt hier also weniger Spaltöffnungen auf 1 mm^2 als das Phyllodium. Haare kommen nur vereinzelt vor.

Wenden wir nun noch den Arten, die nur Fiederblätter oder nur Phyllodien ausbilden, unser Augenmerk zu, so finden wir, daß im großen und ganzen der Bau der Spaltöffnungen der nur Fiederblätter tragenden Akazien dem Bau der Spaltöffnungen am Fiederblatte von *Acacia heterophylla* und *melanoxylon*, und der Spaltöffnungsbau der Phyllodien tragenden Arten dem beschriebenen Phyllodiumtypus meist sehr ähnlich ist. Doch fehlt den untersuchten Fiederblättern durchweg der für die obgenannten Arten so charakteristische Membranring und auch an einigen Phyllodien war derselbe nicht zu beobachten. Gestalt und Größe der Fiederblätter und der Phyllodien sind sehr verschieden.

Der Vollständigkeit halber lasse ich nun eine kurze Besprechung der Spaltöffnungen der untersuchten Arten folgen.

3. Fiederblätter tragende Akazien.

Die Fiederblätter sind durchwegs zarter gebaut als die Phyllodien, ihre Querschnittshöhe ist um mehr als ein Drittel geringer als die der letzteren. Die Spaltöffnungen sind größtenteils kleiner als die der Phyllodien und immer etwas eingesenkt, so daß stets eine niedere äußere Atemhöhle vorhanden ist; die Anzahl der Spaltöffnungen ist durchschnittlich eine geringere als bei den Phyllodien; infolge der dünnen Ausbildung der Epidermis-Außenwand und der guten Gelenkbildung sowie der schwachen Kutinisierung ist eine leichte Beweglichkeit des Spaltöffnungsapparates gesichert und so bei ungünstigen Transpirationsbedingungen ein baldiger Verschluß desselben möglich.

1. *Acacia arabica* Willd. (Taf. V, Fig. 5). Die sehr kleinen und zarten Fiederblättchen besitzen auch sehr kleine Spaltöffnungen (Höhe: 9,6 μ, Breite: 9,6—12 μ). Um das Lumen findet sich kein Membranring; die Spaltöffnungen sind etwas eingesenkt; ihre Anzahl ist auf Ober- und Unterseite des Fiederblättchens ungefähr gleich; auf 1 mm² kommen durchschnittlich 180. Die Epidermisaußenwand ist hier verhältnismäßig stark verdickt, aber sehr wenig kutinisiert. Querschnittshöhe des Blattes: 144 μ.

2. *Acacia Browniana* Wendl. (Taf. V, Fig. 6), deren Fiederblätter ziemlich derb gebaut sind, hat einen ähnlichen Bau der Spaltöffnungen wie *A. arabica*, doch sind die Schließzellen größer (Höhe: 12—14,4 μ, Breite: 9,6—12 μ); auch hier fehlt der Membranring um das Lumen; die Epidermis-Außenwand ist auch bei dieser Art stark, aber nur wenig kutinisiert. Die Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm² beträgt auf der Blattoberseite 155, auf der Blattunterseite 130. Querschnittshöhe des Blattes: 170 μ.

3. *Acacia Lindheimeri.* Die Spaltöffnung (Taf. V, Fig. 7) ist so gebaut wie die früheren, nur etwas größer (Höhe: 12—14 μ, Breite: 16,8—18 μ), das Lumen ziemlich groß, dreieckig, ohne umgebenden Ring. Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm²: Oberseite 110, Unterseite 130. Epidermisaußenwand mäßig verdickt mit schwacher Kutikularschichte. Querschnittshöhe des Blättchens: 170 μ.

4. *Acacia lophantha* Willd. (Taf. V, Fig. 8). Spaltöffnung klein (Höhe: 9—12 μ, Breite: 14—16 μ), eingesenkt, Vorhof schmal, Hinterhof breit, Lumen groß, ohne umgebenden Ring; auf 1 mm² auf Ober- und Unterseite durchschnittlich 110. Epidermisaußenwand wenig verdickt und sehr schwach kutinisiert. Querschnittshöhe des Blattes: 170 μ.

5. *Acacia Whanii* F. Muell. (Taf. V, Fig. 9). Spaltöffnung verhältnismäßig groß (Höhe: 12—14 μ, Breite: 16—19 μ), Lumen ziemlich groß, ohne umgebenden Ring; auf 1 mm² treten auf der Blattoberseite 110, auf der Blattunterseite 90 Spaltöffnungen auf; die Epidermisaußenwand ist wenig verdickt, mit schmaler Kutikularschichte. Querschnittshöhe des Blattes: 160 μ.

6. *Acacia farnesicina* Willd. (Taf. V, Fig. 10). Die Fiederblätter sind denen von *A. heterophylla* ähnlich, die Spaltöffnungen breit und niedrig (Höhe: 12—14 μ, Breite: 19—21,6 μ), eingesenkt, Lumen ohne umgebenden Ring, groß, dreieckig. Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 mm^2 oben und unten durchschnittlich 110. Epidermisaußenwand wenig verdickt mit schmaler Kutikularschichte. Querschnittshöhe des Blattes: 140—170 μ.

4. Phyllodien tragende Akazien.

1. *Acacia dealbata* Link. (Taf. VI, Fig. 11) besitzt ähnlich gestaltete Phyllodien wie *A. heterophylla*, doch sind sie meist länger und viel zarter gebaut (Querschnittshöhe: 190 μ). Die Spaltöffnungen sind fast gleich gebaut wie die am Fiederblatte von *A. melanoxylon* (Höhe: 10—12 μ, Breite: 17 μ): auch der Membranring um das Lumen ist vorhanden. Die Gelenke sind deutlich ausgebildet. Die Epidermisaußenwand ist nicht so stark verdickt wie die am Phyllodium von *A. melanoxylon*, aber fast gänzlich kutinisiert; die Spaltöffnung ist etwas eingesenkt und zeigt mehr Ähnlichkeit mit der des Fiederblattes von *A. melanoxylon* als mit der der Phyllodien. Vielleicht hängt damit die starke Transpiration und das rasche Welken der Phyllodien dieser Art zusammen. Ein weiterer Grund für diese Erscheinungen ist jedenfalls darin zu erblicken, daß die Anzahl der Spaltöffnungen pro mm^2 hier sehr groß ist, nämlich durchschnittlich 400 beträgt.

2. *Acacia longifolia* Willd. (Taf. VI, Fig. 12). Die Phyllodien sind etwas kleiner als bei *A. heterophylla*; der Bau der Spaltöffnungen ist dem für die Phyllodien von *A. heterophylla* oder *melanoxylon* beschriebenen sehr ähnlich (Höhe: 14—17 μ, Breite: 15—18 μ); die äußeren Kutikularleisten sind groß und stark vorspringend, die inneren sind klein; Membranring um das Lumen ausgebildet; auf 1 mm^2 kommen 310 Spaltöffnungen. Querschnittshöhe des Phyllodiums: 190 μ. Die Epidermisaußenwände sind ziemlich stark verdickt und fast in ihrer ganzen Dicke kutinisiert.

3. *Acacia verticillata* Willd. (Taf. 6, Fig. 13) besitzt kleine, nadelförmige Phyllodien; die Spaltöffnung ist etwas größer als die des Phyllodiums von *A. heterophylla* (Höhe: 18—19 μ, Breite: 17—20 μ); der Membranring um das Lumen ist hier sehr mächtig ausgebildet; der Vorhof ist schmal-länglich, der Hinterhof breit. Die mächtige Epidermisaußenwand ist stark kutinisiert. Auf 1 mm^2 treten 310 Spaltöffnungen auf. Querschnittshöhe des Phyllodiums 300 μ.

4. *Acacia oxycedrus* Sieber. Die Phyllodien sind nadelförmig; die Spaltöffnungen (Taf. VI, Fig. 14) sind groß (Höhe 19—21 μ, Breite 16 bis 19 μ); die äußeren Kutikularleisten sehr stark entwickelt, die inneren weniger. Ring um das Lumen ausgebildet. Epidermisaußenwand sehr stark kutinisiert. Äußere Gelenke schwach ausgeprägt. Auf 1 mm^2 180 Spaltöffnungen; Querschnittshöhe des Phyllodiums: 380 μ.

5. *Acacia viscosa* Schrad. (Taf. VI, Fig. 15). Phyllodien schmal, läng-ch. Spaltöffnung sehr groß (Höhe: 25—26 μ, Breite: 23—24 μ); Bau erselben den früheren ähnlich; Membranring vorhanden; auf 1 mm² 290. uerschnittshöhe des Phyllodiums: 270 μ. Die Epidermisaußenwand ist läßig verdickt und nur schwach kutinisiert.

6. *Acacia pycnantha* Benth. (Taf. VI, Fig. 16) weist die größten mir ekannt gewordenen Phyllodien auf; die Spaltöffnungen sind ähnlich denen on *A. verticillata* gebaut, besitzen jedoch einen viel dickeren, geschlossenen lembranring, der sich aber nicht immer scharf von der Zelluloseschichte bsetzt. Die inneren Kutikularleisten sind schwach, die äußeren kräftig ntwickelt. Die Epidermisaußenwand ist ziemlich stark verdickt und ku-nisiert. Querschnittshöhe des Phyllodiums: 290 μ.

7. *Acacia rotundifolia* besitzt kleine, rundliche Phyllodien; die Spalt-ffnung (Taf. VI, Fig. 17) ist ähnlich der vorherbeschriebenen, aber ohne ing, das Lumen etwas größer, dreieckig; die ganze Spaltöffnung ist etwas leiner (Höhe: 12—14 μ, Breite: 14—17 μ). Vorhof und Hinterhof schmal; pidermisaußenwand mäßig verdickt, wenig kutinisiert. Auf 1 mm² finden ch durchschnittlich 240 Spaltöffnungen. Querschnittshöhe des Phyllo-ums: 240 μ.

8. *Acacia saligna* Wendl. (Taf. VI, Fig. 18) besitzt *A. heterophylla* nliche Phyllodien; die Spaltöffnungen (Höhe: 19—21 μ, Breite: 19—22 μ) eisen zarte, stark vorspringende äußere Kutikularleisten auf; das Lumen t groß, viereckig, ohne umgebenden Ring. Auf 1 mm² treten 240 Spalt-fnungen auf. Querschnittshöhe des Phyllodiums: 264 μ. Die Epidermis-ißenwand ist schwach verdickt und etwa bis zur Hälfte kutinisiert.

9. *Acacia decipiens* R. Br. (Taf. VI, Fig. 19) hat kleine Phyllodien; ese zeigen einen abweichenden Bau der Spaltöffnung (Höhe: 12 μ, Breite: i—17 μ); diese ist eingesenkt, besitzt einen kleinen, schmalen Vorhof, nen breiten Hinterhof, die Bauchwand der Schließzellen ist wenig gewölbt, is Lumen ist von keinem Membranring umgeben; es befindet sich in der ieren Hälfte der Schließzellen. Die Hautgelenke sind recht gut ent-ickelt. Auf 1 mm² treten durchschnittlich 398 Spaltöffnungen auf. Die ißenwand der Epidermis ist mäßig verdickt und nur wenig kutinisiert. uerschnittshöhe des Phyllodiums: 250 μ.

Wenn man nun die Ergebnisse der Transpirationsversuche mit dem iatomischen Bau der Spaltöffnungen vergleicht, so ergibt sich ein schein-irer Widerspruch, da die Phyllodien bedeutend weniger transpirieren als e Fiederblätter, ohne daß ihre Spaltöffnungen besser geschützt wären als e der letzteren. Das gilt besonders für *Acacia heterophylla* und *A. me-noxylon*, bei welchen Arten man am ehesten Vergleiche zwischen Fieder-att und Phyllodium ziehen kann, da diese an ein und derselben Pflanze orkommen. Daß die stomatäre Transpiration keinesfalls ausreicht, um is verschiedene Verhalten von Fiederblatt und Phyllodium zu erklären,

geht besonders auch daraus hervor, daß nach Verschluß der Spaltöffnungen — bei den Trockenversuchen — immer noch die Phyllodien schwächer transpirierten als die Fiederblätter. Die Ursache der geringeren Transpiration der Phyllodien kann also nur darin liegen, daß die kutikulare Wasserdampfabgabe eine viel schwächere ist als bei den Fiederblättern. Diese Annahme wird durch den anatomischen Befund bestens gestützt, man braucht nur die mächtigen Außenwände und besonders die dicken Kutikularschichten der Phyllodien mit den wesentlich zarteren Epidermisaußenwänden sämtlicher Fiederblätter zu vergleichen. Nur die Phyllodien von *A. rotundifolia* und *A. viscosa* besitzen schwächere Kutikularschichten.

IV. Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der Untersuchungen lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

Die Fiederblätter transpirieren stets stärker als die Phyllodien. Bei starker Transpiration welken sie viel rascher und sterben bald ab, während die Phyllodien viel langsamer welken und sich bei erneuter Wasserzufuhr bald wieder erholen; letztere sind also gegen zu starke Transpiration tatsächlich besser geschützt als die Fiederblätter.

Es hat sich ferner gezeigt, daß die Phyllodien gegen Änderungen der Außenbedingungen weniger empfindlich sind als die Fiederblätter, so daß bei ersteren die Transpiration gleichmäßiger erfolgt.

Wie die vergleichende Betrachtung der Spaltöffnungen lehrt, kann die geringere Transpiration der Phyllodien gegenüber jener der Fiederblätter nur zum kleinen Teil auf dem Unterschied in der stomatären Transpiration beruhen. Vielmehr muß dafür hauptsächlich die kutikulare Transpiration verantwortlich gemacht werden, da die Epidermisaußenwand der Phyllodien durchwegs bedeutend stärker verdickt und kutinisiert ist als die der Fiederblätter.

Infolge des Auftretens zarter Hautgelenke dürfte die Schließbewegung der Spaltöffnungen an den Fiederblättern leichter eintreten als an den Phyllodien und daraus erklärt sich wohl das stärkere Schwanken der Transpirationsgrößen bei den Fiederblättern. Ein häufiges Schließen der Spaltöffnungen muß aber die Assimilation in ungünstiger Weise beeinflussen, noch mehr die Tatsache, daß sich die Fiederblätter bei Trockenheit derart zusammenlegen, daß ihr Palisadengewebe dem Lichte entzogen wird. Auch von diesem Gesichtspunkte erweisen sich also die Phyllodien als vorteilhafter: Sie ermöglichen eine Assimilation auch bei relativer Trockenheit, bei welcher die Fiederblätter wenig oder gar nicht mehr zu assimilieren imstande sind.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in der Zeit vom Juni des Jahres 1909 bis Juni 1910 im botanischen Institut der Universität Graz ausgeführt. An dieser Stelle sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Regierungsrat Professor Dr. G. Haberlandt für die während meiner Arbeit mir gewährte anregende Teilnahme und Anleitung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch dem Herrn Professor Dr. H. v. Guttenberg sei an dieser Stelle für die mir gegebenen Ratschläge wärmstens gedankt.

Literaturverzeichnis.

Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

—— Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. der math.-physik. Klasse der bayer. Akad. d. Wiss. Bd. XXVI. Heft III, 1896.

Guttenberg, H. v., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. Englers Bot. Jahrb. Bd. XXXVIII, 1907.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1908.

Kohl, F. G., Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886.

Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

Tschirch, A., Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Halle 1881.

Verzeichnis der Tafeln und Abbildungen.

Tafel I. 1. Transpirationskurven von *Acacia heterophylla*. Fiederblatt und Phyllodium. 24-stündig.

2. Transpirationskurven von *A. melanoxylon*. Fiederblatt und Phyllodium. 24-stündig.

» II. 1. Kurve von *A. heterophylla*, 10-stündig.

2. » » *A. melanoxylon*, 10-stündig.

3. » » *A. oxycedrus*, 10-stündig.

4. » » *A. Whanii*, 10-stündig.

» III. 1. » » *A. dealbata*, 24-stündig.

2. » » *A. oxycedrus*, 24-stündig.

3. » » *A. decipiens*, 24-stündig.

» IV. 1. » » *A. Whanii*, 24-stündig.

2. » » *A. Browniana*, 24-stündig.

» V, Fig. 1. Spaltöffnung des Phyllodiums von *A. heterophylla*.

» 2. » » Fiederblattes » »

» 3. » » Phyllodiums » *A. melanoxylon*.

» 4. » » Fiederblattes » »

» 5. » » » » *A. arabica*.

» 6. » » » » *A. Browniana*.

» 7. » » » » *A. Lindheimeri*.

» 8. » » » » *A. lophantha*.

» 9. » » » » *A. Whanii*.

» 10. » » » » *A. farnesicina*.

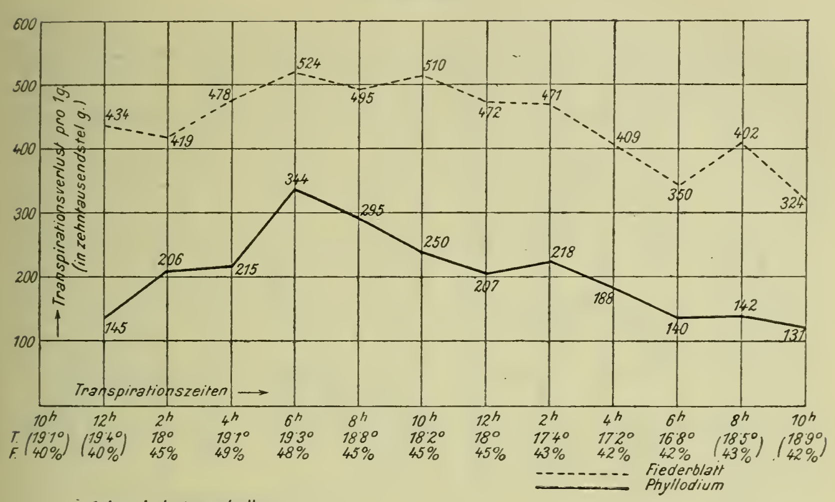
Taf. VI, Fig. 11. Spaltöffnung des Phyllodiums von *A. dealbata.*
» 12. » » » » *A. longifolia.*
» 13. » » » » *A. verticillata.*
» 14. » » » » *A. oxycedrus.*
» 15. » » » » *A. viscosa.*
» 16. » » » » *A. pycnantha.*
» 17. » » » » *A. rotundifolia.*
» 18. » » » » *A. saligna.*
» 19. » » » » *A. decipiens.*

Inhalts-Übersicht.

Seit

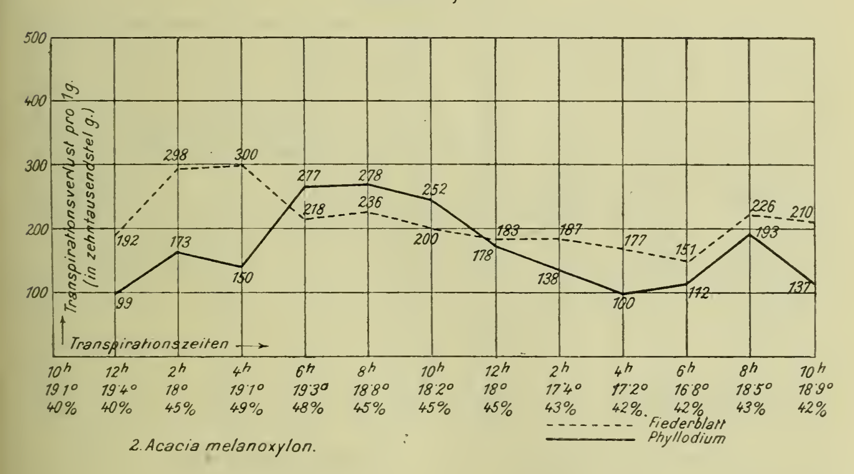
I. Einleitung 47
II. Transpirationsversuche 47
a) Methodik 47
b) Versuche mit Wasserzufuhr 47
c) Versuche ohne Wasserzufuhr 47
III. Vergleichend-anatomische Untersuchungen 48
a) Allgemeiner Teil 48
b) Spezieller Teil 48
1. *Acacia heterophylla* Willd. 48
2. *Acacia melanoxylon* R. Br. 48
3. Fiederblätter tragende Akazien 48
4. Phyllodien tragende Akazien 49
IV. Zusammenfassung 49
Literaturverzeichnis 49
Verzeichnis der Tafeln und Abbildungen 49

Tafel I, 1.



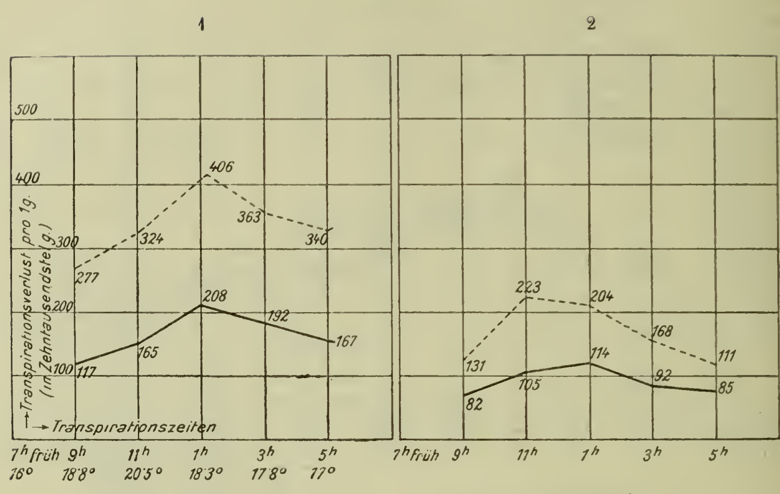
1. Acacia heterophylla.

Tafel I, 2.

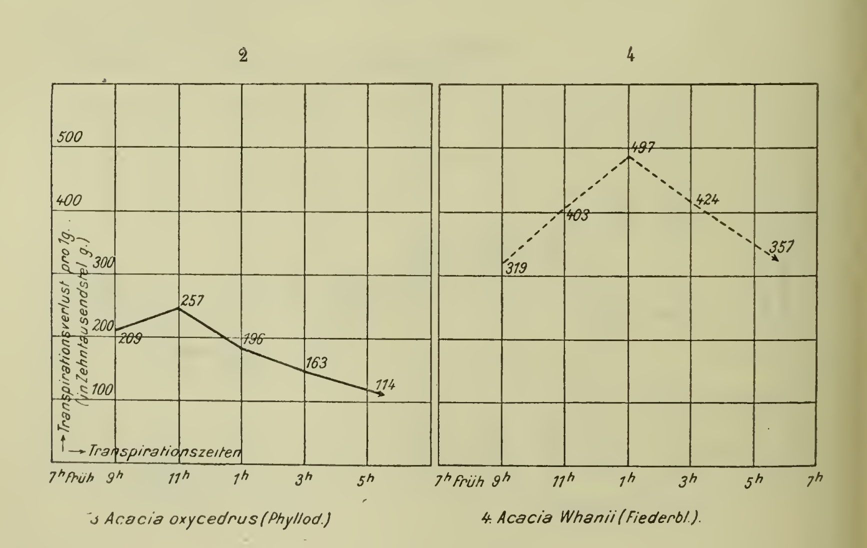


2. Acacia melanoxylon.

Tafel II.



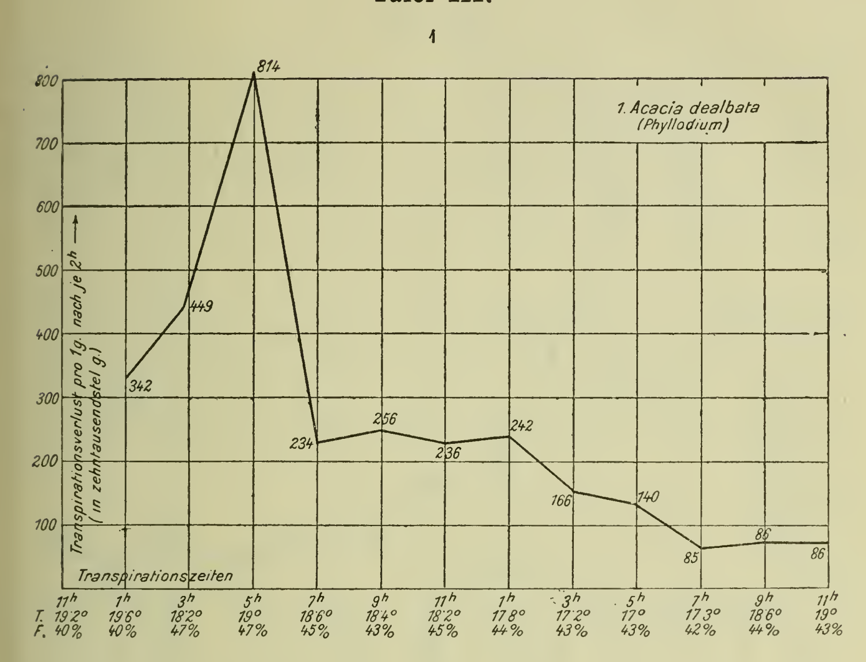
1. Acacia heterophylla. 2. Acacia melanoxylon.



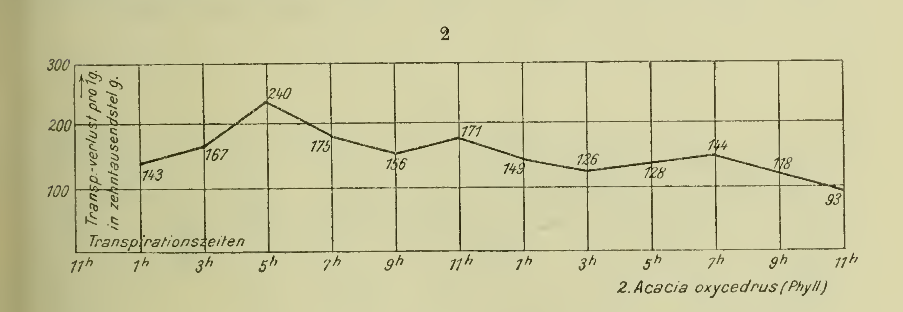
3 Acacia oxycedrus (Phyllod.) 4. Acacia Whanii (Fiederbl.).

Tafel III.

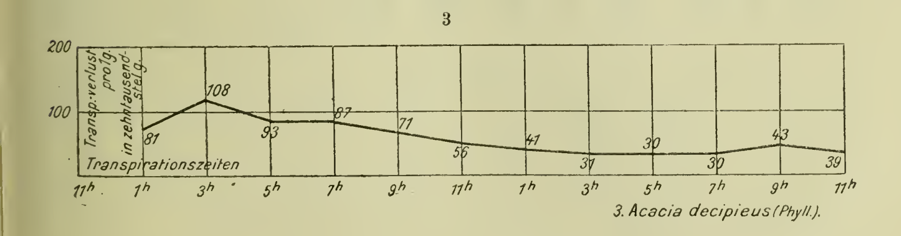
1



2

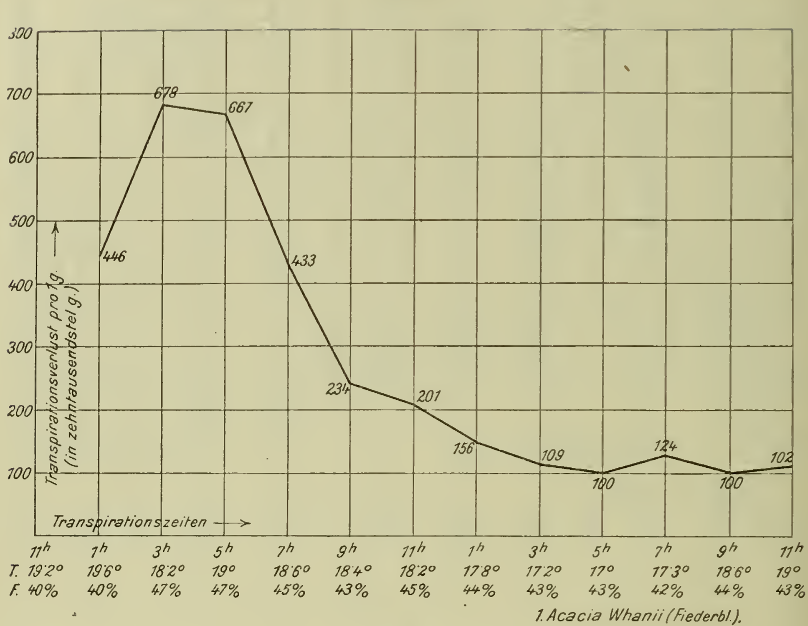


3



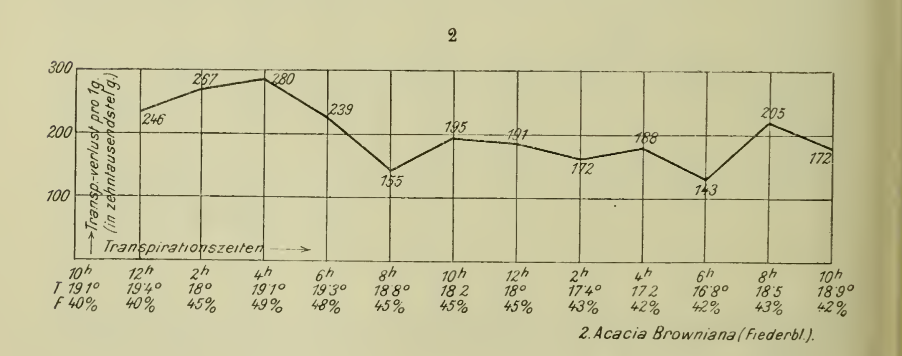
Tafel IV.

1



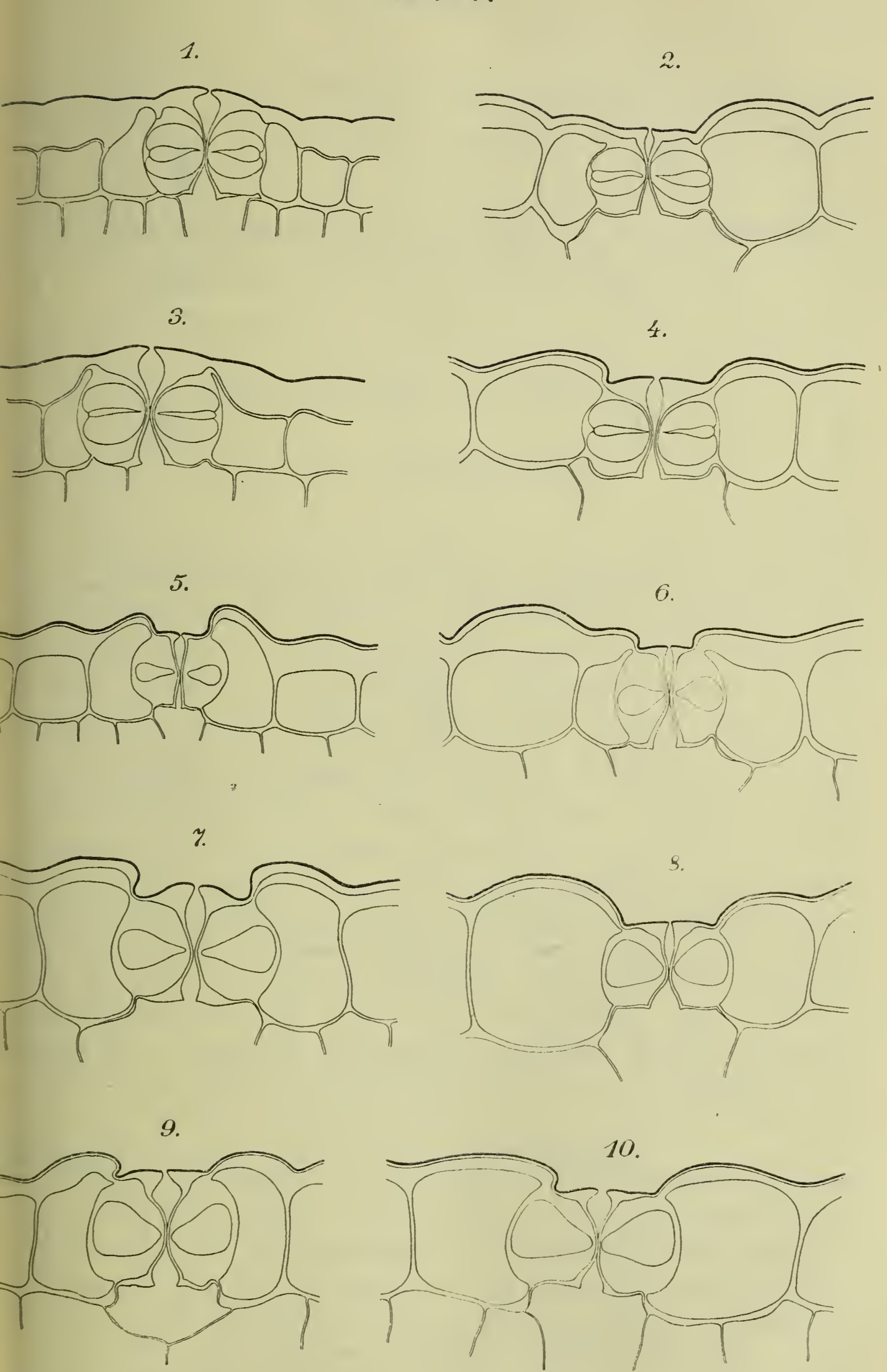
1. *Acacia Whanii (Fiederbl.).*

2



2. *Acacia Browniana (Fiederbl.).*

Tafel V.



Tafel VI.

